Aula 6

BIOGEOGRAFIA

META

Discutir a importância da distribuição geográfica evolução dos Seres Vivos.

OBJETIVOS

Ao final desta aula, o aluno deverá:

Compreender a importância dos mecanismos microevolutivos para a origem da diversidade genética nas populações naturais;

Entender como os mecanismos geradores de variação atuam na presença de barreiras naturais;

PRÉ-REQUISITOS

Antes de iniciar o estudo da distribuição geográfica, faça uma leitura sobre Geologia.

Silmara de Moraes Pantaleão

INTRODUÇÃO

Por que não existe leão na América do Sul? Por que o Ornitorrinco só existe na Austrália e Tasmânia? Crianças e adultos se fazem essas perguntas e fica claro, até para o mais distraído, que animais e plantas se distribuem de maneira diferente nos diferentes continentes e habitats. Além disso, todos notam que determinado *habitat* possui mais diversidade de espécies que outros. O que determina essa distribuição? É o que estudaremos nessa aula!

Como na historia humana, para se compreender a existência de diferentes populações é necessário não só compreender a historia, as migrações, a origem dessas populações, como também entender o ambiente onde elas se originaram e são encontradas hoje.

Para se entender essa distribuição, 3 padrões se sobressaem: o espaço (a área geográfica onde estão os organismos, o tempo (eventos históricos que levaram a essa distribuição) e a forma (os organismos). Esses padrões são estudados pela Biogeografia, que é a ciência que estuda a distribuição geográfica dos seres vivos no espaço através do tempo, com o objetivo de entender os padrões de organização espacial dos organismos e os processos que resultaram em tais padrões (Jéssica Paula Gillung). É uma ciência multidisciplinar, que abrange Geografia, Geologia, Ecologia, Genética, Taxonomia etc.

Em suas interpretações, tem um caráter dinâmico, pois considera sempre as mudanças que os organismos estão passando, á medida que as condições favoreçam ou dificultem sua vida em seu *habitat*. Nessas mudanças, a espécie pode responder favoravelmente ou ser levada a extinção.

Como ciência que interpreta o ambiente e os organismos no tempo e espaço, ela pode ser dividida nas seguintes áreas:

Biogeografia Histórica e Ecológica
Biogeografia Marinha
Biogeografia Insular
Biogeografia Histórica

Envolve períodos de longa duração, intervalos de tempo evolucionários, em grandes áreas, geralmente globais, com taxa em nível superior ao da espécie, incluindo os extintos.

BIOGEOGRAFIA ECOLÓGICA (FITOGEOGRAFIA)

Aborda as relações entre o organismo e seu ambiente. Analisa períodos mais curtos envolvendo espécies e subespécies de organismos vivos em áreas menores, sejam *habitats* ou continentes.

A Biogeografia ecológica analisa padrões de distribuição individual ou populacional, em escala espacial e temporal pequenas (MORRONE et al.1996). Enfatiza os efeitos dos processos ecológicos (e.g., temperatura, umidade, salinidade, disponibilidade de alimento) abióticos, que ajustam os limites de ocorrência dos organismos (Miranda & Marques, 2011). São utilizados para modelar e predizer a distribuição das espécies.

Nessa área, os estudos descritivos de Lineu e as observações de Foster sobre gradientes de diversidade em latitude deram início ao estudo da distribuição das plantas e sua estreita relação com o clima. Seus estudos focam sobre as demandas ambientais, a fisiologia das plantas, assim como a geologia dos ambientes onde as plantas vivem.

A distribuição das plantas está relacionada ao clima e aos diferentes tipos fisiológicos de plantas que resultam de adaptações a diferentes níveis de calor e umidade. O Planisfério desenvolvido e detalhado por Engler (em 1879) mostrou os limites de distribuição de floras regionais distintas, revelando os diferentes tipos de vegetação em cada área.

O enfoque nas duas abordagens pode diferir devido a natureza de plantas e animais, uma vez que plantas são estáticas e não são facilmente fossilizáveis, enquanto que o registro e comparações entre espécies animais recentes e extintas são mais fáceis, devido ao grande numero de exemplares fosseis de animais já registrados. Por essa razão, a biogeografia histórica animal tem sido mais fácil de registrar que a ecológica, a qual tem mais enfoque botânico. No entanto, achados de pólen fóssil da Era Glacial e pós-glaciais fazem a ponte entre a Biogeografia histórica e a geográfica.

BIOGEOGRAFIA MARINHA

Ideias biogeográficas já eram citadas no Antigo Testamento, como a criação da humanidade no Jardim do Éden a partir de Adão e Eva, o Grande Dilúvio e o recolhimento de casais de animais na Arca de Noé, a dispersão dos judeus e outros. Essa é a visão bíblica de "Centro de Origem", onde todos os organismos surgiram no mesmo local e ao mesmo tempo por interferência divina. Seu desaparecimento ou dispersão eram gerados por grandes catástrofes, também de origem divina.

A primeira teoria biogeográfica com caráter cientifica foi formulada por Lineu, botânico sueco, com uma visão dispersalista, na qual áreas distintas da Terra com a mesma ecologia deveriam possuir exatamente a mesma flora. Desse modo, as plantas que habitam áreas semelhantes, mas em continentes diferentes, deveriam pertencer à mesma espécie (Papavero et al., 1997).

Suas ideias foram contrariadas pelas observações de George Louis Leclerc, o Comte de Buffon (1707-1788), segundo a qual as espécies de mamíferos do Velho Mundo conhecidas na época não eram encontradas no Novo Mundo. Foi formulada, então, a Lei de Buffon, segundo a qual diferentes regiões do globo, apesar de compartilharem as mesmas condições,

são habitadas por diferentes espécies de animais e plantas. Ele não questionou a noção de centro de origem, mas sugeriu um novo fato: as espécies se modificariam (por degeneração) quando expostas a diferentes condições ambientais (Cox & Moore, 2009)

Para ele, haviam causas históricas para os padrões de distribuição, ou seja, ou o grupo de organismos surgiu naquela dada área ou veio de outro lugar. No primeiro caso, se for uma espécie, implica em dizer que a especiação ocorreu naquela área; no segundo caso, houve dispersão e consequente colonização.

Autores posteriores chegaram às mesmas conclusões de Buffon quanto à distribuição diferenciada dos organismos, a partir do estudo de outros grupos de seres vivos, como Alexander von Humboldt (1769-1859) - para plantas; Pierre Latreille (1762-1833) – para insetos; e Georges Cuvier (1769-1832) – com répteis (Cox & Moore, 2009).

A primeira associação entre distribuição de vegetais e sua relação com o ambiente aparece com a publicação do trabalho "*Geografia das Plantas*" em 1820 do botânico Frances Augustin Pyramus de Candolle. Ele criou os conceitos de endemismo e espécies disjuntas. Atualmente classifica-se as espécies como Endêmicas (limitadas a determinadas áreas), Cosmopolita (distribuição generalista, em todo o globo) ou Disjuntas (distribuídas descontinuamente em mais de uma região, mas dispersas entre si).

Candolle criou uma das primeiras propostas de classificação do globo em regiões biogeográficas, que podem ser entendidas como grandes áreas de endemismo. Segundo ele, uma localidade habitada por um organismo pode ser referida em termos de "estação" (características ecológicas do local) e "habitação" (características geológicas e geográficas) (Fox Moore, 2009).

O pensamento dispersalista também influenciou Darwin e Wallace, que acreditavam que no processo de especiação o processo reprodutivo se estabelecia através de barreiras, sendo as espécies derivadas de ancestralidade comum.

Atualmente, a visão biogeográfica divide-se em 2 períodos: 1) aquela anterior a Teoria Darwinista da Evolução, onde o pensamento fixista determinava que o as espécies eram constantes e imutáveis; 2) após a Síntese Evolutiva, o pensamento evolucionista determina que tanto espécies como ambiente mudam ao longo do tempo.

Hoje, se sabe que 2 padrões de distribuição podem aparecer na história dos organismos:

Distribuição continua - quando a espécie ocupa, sem interrupção, todos os ambientes de uma área que lhe são adequados.

Distribuição disjunta (descontínua) - quando a área de distribuição é formada por duas ou mais áreas parciais, separadas por áreas nas quais a espécie não vive, apesar de existirem condições ambientais apropriadas. Na distribuição disjunta, as áreas têm que estar ocupadas simultaneamente, não se referindo o termo a espécies migratórias.

O que determina a adequação de ambientes e *habitats*? A interação de organismos e ambiente depende de fatores bióticos e abióticos. Entre os fatores abióticos encontramos: clima, tipo de solo (importantes para espécies terrestres) e temperatura, salinidade, luz, pressão (importantes para espécies aquáticos). Os bióticos descrevem as interações entre os indivíduos e referem-se a Competidores, Predadores, Presa, Mutualistas.

Para se compreender a origem da distribuição dos organismos, dois processos são essências: a Dispersão e a Vicariância.
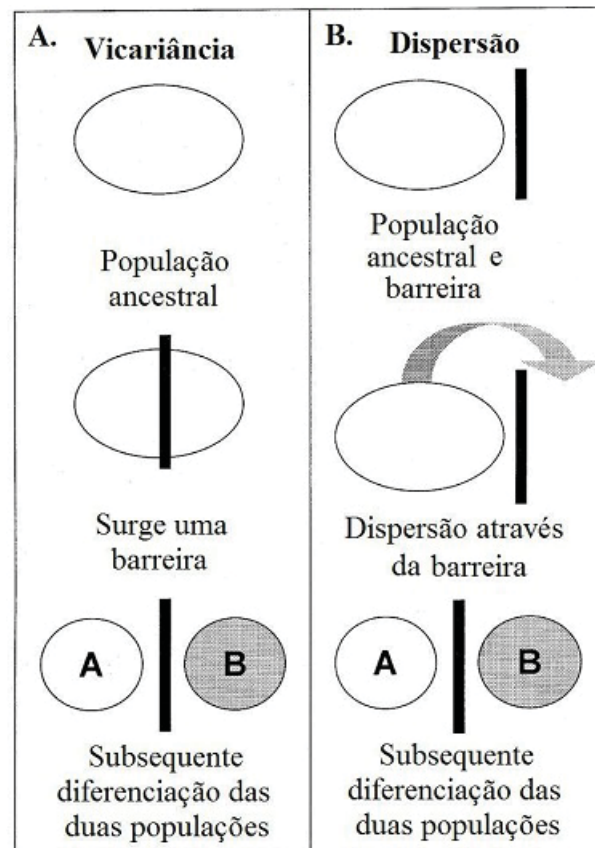
Figura 6.1 - Processos biogeográficos utilizados para explicar o padrão de distribuição dos organismos. A. Vicariância. B. Dispersão. Modificado de Crisci e col. (2003).
(Fonte: http://www.ib.usp.br).

DISPERSÃO

Esta tem origem quando uma população ancestral de organismos que era restrita a uma área e, após ultrapassar uma barreira se dispersou para outras áreas. O grupo que migra, ao longo do tempo, se diferencia da população original.

Vários mecanismos podem induzir a dispersão dos organismos, como as pressões intrapopulacionais, modificações ambientais, ou o acaso. A permanência na nova área dependerá da capacidade adaptativa da espécie. As possibilidades de, efetivamente, conquistar a nova área, diminuindo os

riscos de extinção, aumentam se houver variabilidade genética. A dispersão pode ser ativa ou passiva: 1) ativa quando os organismos se utilizam dos próprios meios de locomoção e 2) Passiva quando participam agentes externos como, por exemplo:

Figura 6.2- Padrões de dispersão de sementes.
(Fonte: http://aulasdebotanica.blogspot.com.br).

(1) vento (anemocoria) - transporte de sementes, animais passíveis de serem transportados como insetos, pequenos vertebrados, etc.;

(2) água (hidrocoria) - pode deslocar a distâncias consideráveis sementes, plâncton, animais nadadores ou balsas vivas;

(3) animais (zoocoria) - transporte de organismos na pelagem, penas, corpo de animais.

Outros fatores podem impedir a capacidade de dispersão de uma espécie: nos animais temos como exemplo a partenogênese e nas plantas a reprodução vegetativa, hermafroditismo, apomixia.

VICARIÂNCIA

Entre 1938 e 1947, o botânico italiano Leon Croizat (1894 – 1982), estudando espécies vegetais e sua distribuição geográfica observou que haviam padrões de distribuição repetidos entre as biotas e se questionava como espécies de organismos com biologia e ecologia tão diferentes, seguiam padrões de dispersão tão semelhantes. Ele concluiu que não eram as biotas que se moviam juntas entre os continentes, mas os continentes que se moviam carregando as biotas consigo. Ele postulava que as biotas atuais derivam de biotas ancestrais que se dividiram em resposta a mudanças geográficas, produzindo espécies vicariantes (Miranda, 2010).

Leia sobre a interessante vida de Croizat em http://biodevaneios.blogspot.com.br/2010/03/ciencia-esquecida-de-leon-croizat.html

Na vicariância (palavra derivada do italiano, que significa representante), as populações ancestrais e descendentes estão distribuídas em uma área e, com o surgimento de uma barreira as populações, se diferenciam com o tempo. Podem surgir de extinção de populações intermediárias, por, possivelmente, alterações no ambiente.

Quando se fala em vicariância, no entanto, acredita-se que população ancestral ocupava, em alguma extensão, a somatória das áreas habitadas hoje por seus descendentes, tendo sido dividida em populações menores pelo surgimento de barreiras que provocaram o isolamento entre subpopulações. Essas barreiras são as causas da disjunção (ou separação) observada e afetam toda ou uma grande parte da biota da área.

Hipóteses baseadas em dispersão são difíceis de serem testadas porque são propostas separadamente para cada grupo de organismos.

"Qual a origem da distribuição atual dos organismos?". A biogeografia cladística baseia-se em filogenias para a obtenção de cladogramas de áreas, que correspondem aos padrões biogeográficos iniciais os quais serão comparados com outros. Nesse contexto, todos os passos da análise têm como objetivo a congruência e, assim, passam necessariamente por processos de iluminação recíproca, desde a definição das unidades fundamentais, as áreas de endemismo (Nihei, 2008), até a comparação entre os vários padrões

biogeográficos individuais visando à obtenção de um padrão geral (Santos e Capellari, 2009).

As barreiras têm um importante papel na diferenciação entre as espécies, pois o isolamento geográfico é um dos mecanismos responsáveis pela especiação (especiação alopátrica). Elas podem ser representadas por acidentes geográficos (lagos, mares, montanhas ou áreas) que impeçam o trânsito da espécie. A possibilidade de trânsito, no entanto, é diferencial dentro do conjunto das espécies, já que a adaptabilidade e a capacidade de ultrapassar barreiras diferem de um organismo para outro.

Ao contrário da dispersão, eventuais, os eventos de vicariância envolvem vários táxons ao mesmo tempo e por isso são passíveis de teste através da comparação com outros grupos que ocupam a mesma área.

O reconhecimento de padrões de distribuições que se repetem fez com que naturalistas do século XIX, como Sclater (1858) e Wallace (1878) propusessem a classificação do mundo em regiões biogeográficas para os organismos terrestres: Neotropical, Neártica, Etiópica, Paleártica, Oriental e Australiana. Hoje em dia ainda se considera as mesmas regiões biogeográficas, quase sem mudanças.

Figura 6.3- Regiões biogeográficas.
(Fonte: http://pt.wikipedia.org).

Para Croizat, a biota e a área que abriga tal biota apresentam histórias correlacionadas. Desse modo, a história geológica da Terra pode fornecer subsídios para se compreender a história dos organismos, assim como a história dos organismos pode ajudar-nos a entender a história (Gillung, 2011).

A contribuição da Geologia foi fundamental para a compreensão da distribuição das espécies. Os estudos de fósseis, rochas e cadeias de

montanhas de Eduard Suess, geólogo austríaco, sugeria que a origem dos continentes atuais se dado em um grande paleocontinente – a Gondwana, que teria se fragmentado e afastado entre si. Analisando a distribuição da Flora Glossopteris, ele sugeriu que a Índia, Madagascar, África e Austrália formavam esse único continente.
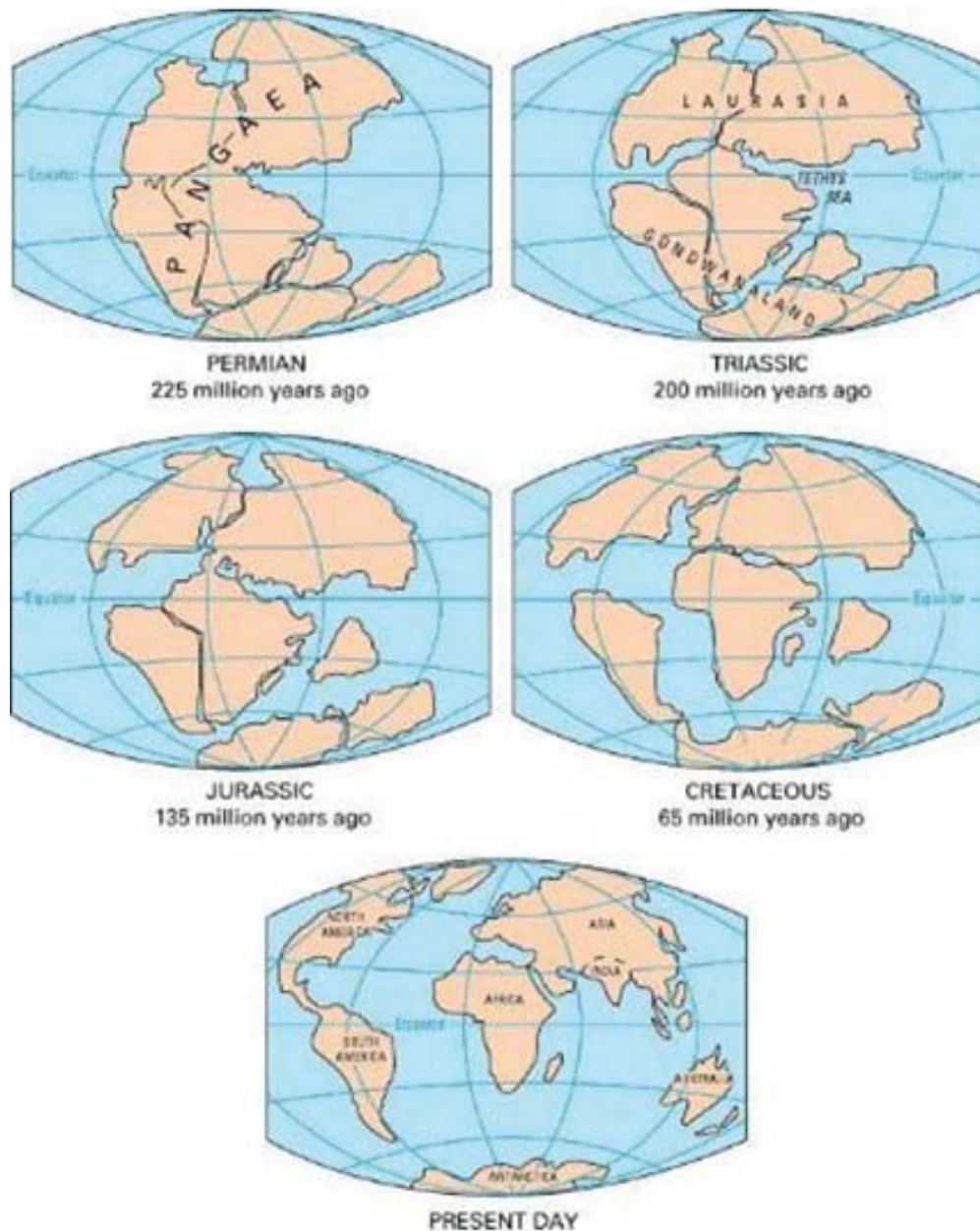
Figura 6.4- Deriva continental.
(Fonte: http://professorjbosco.blogspot.com.br)

A aceitação dessa teoria viria com a apresentação e publicação, respectivamente, da Teoria da Deriva dos Continentes entre 1912 e 1915 por Alfred Wegener, meteorologista alemão. Ele mostrou que a ideia de fixismo das espécies não se aplicava mais, uma vez que para esta teoria os continentes,

antes formando uma só unidade – a Pangéia - haviam sofrido fragmentação e afastamento, gerando vários continentes, como mostra a Figura 6.5.
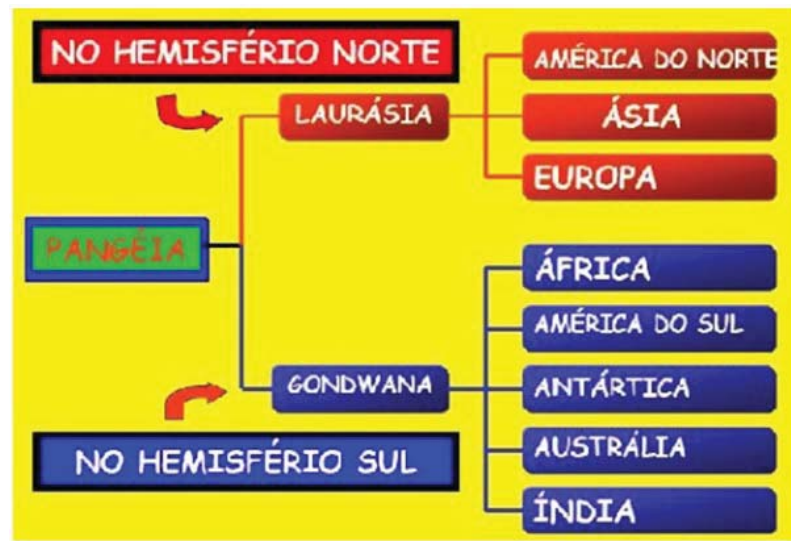
Figura 6.5- Geração dos continentes atuais a partir da Deriva Continental.
(Fonte: http://geomarco.com).

Suas observações vieram das semelhanças dos contornos dos continentes, que sugerem um encaixe entre si, e também na similaridade entre fósseis tanto de animais quanto de plantas encontrados em diferentes continentes. Essas evidências se juntam hoje a teoria da Tectônica de Placas, onde a crosta terrestre, que é formada por diversas placas rígidas que se movem umas em relação às outras, são carreadas por lentas correntes de convecção existentes no interior do planeta (Gillung, 2011).

Figura 6.6 - Placas Continentais.
(Fonte: http://geologosdad.blogspot.com.br).

A Teoria da Deriva dos Continentes pode explicar as distribuições biogeográficas dos organismos, onde se podem testar as hipóteses de vicariância. Com a aplicação conjunta da Teoria Evolutiva e Teoria da Deriva dos continentes, a Biogeografia fundamentou os conceitos aceitos atualmente e fortaleceu o conceito de Vicariância, em oposição ao de dispersalismo.

BIOGEOGRAFIA DE ILHAS

A atenção às ilhas como local de estudo para se entender a diversidade foi dada por Charles Darwin, quando formulou sua hipótese sobre a evolução das 13 espécies de tentilhões de Galápagos. Desde então, elas tem sido alvo de estudos evolutivos por sua característica mais importante: é um ambiente naturalmente separado do continente, permitindo compreender os processos de especiação, isolamento geográfico, fluxo gênico e isolamento reprodutivo.

A teoria da biogeografia das ilhas foi formulada por MacArthur, & Wilson em 1967; segundo ela três observações são importantes:

1. Comunidades insulares são mais pobres em espécies do que as comunidades continentais equivalentes;
2. Esta riqueza aumenta com o tamanho da ilha;
3. Esta riqueza diminui com o aumento do isolamento da ilha.

Os autores propõem que as comunidades atinjam um equilíbrio dinâmico, no qual o número de espécies de uma dada ilha resulta da combinação de duas taxas distintas: a taxa de imigração (traz novas espécies) e a taxa de extinção (remove as espécies do estoque existente).

O modelo prevê que o número de espécies deve aumentar com o tamanho da ilha e diminuir com a distância até o continente. Estas previsões baseiam-se em taxas de colonização e extinção.

Na colonização, existem alguns princípios gerais:

1. Quanto mais próxima for a ilha de outra massa de terra, maior a probabilidade de colonização.
2. Quanto mais antiga, maior a probabilidade de ser colonizada.
3. Quanto maior a ilha, mais espécies irão provavelmente se estabelecer.
4. O isolamento geográfico reduz o fluxo gênico entre as populações.
5. Com o tempo, as populações colonizadoras vão divergindo geneticamente da população parental, devido a seleção natural, mutação e/ou deriva genética.

Para saber mais sobre a teoria, acesse:

http://zoo.bio.ufpr.br/diptera/bz023/aula_10_teorica.htm

Esse modelo pode ser aplicado em fragmentos de florestas originados durante a derrubada de grandes florestas, por que os fragmentos comportam-se como ilhas.

COMO ESTUDAR A HISTÓRIA DOS ORGANISMOS ATUAIS?

A restrição na distribuição dos organismos ocorre porque a distribuição atual de uma espécie foi formada por uma longa história que inclui especiações, expansões, retrações e extinções locais que a mudaram constantemente. A espécie em questão surgiu a partir da diversificação de uma espécie ancestral que provavelmente tinha uma distribuição diferente das suas espécies descendentes (DaSilva, 2011).

A Biogeografia histórica utiliza diferentes metodologias para reconstruir a história e relacionamentos entre áreas, por meio de estudo das espécies residentes (Gillung, 2011).

Para se compreender a distribuição atual dos organismos, pode-se usar o registro fóssil ou a historia evolutiva (filogenética) dos organismos. No entanto, o registro fóssil pode não ser suficiente para contar a história e as inferências nas relações de parentesco são uma via de conhecimento

As relações de parentesco entre os seres vivos podem ser inferidas, refletindo os resultados do processo evolutivo. Esse método, conhecido como Sistemática Filogenética, criado pelo entomólogo alemão Willi Hennig, foi crucial para a Biogeografia. Segundo ele, se é possível elaborar uma hierarquia entre organismos, formando grupos sucessivamente mais inclusivos de acordo com o seu parentesco - espécies relacionadas filogeneticamente são agrupadas em gêneros, gêneros são agrupados em famílias e assim sucessivamente - também é possível organizar as áreas de distribuição de maneira hierárquica segundo o parentesco.

A filogenia de um grupo pode ser expressa como uma árvore – a árvore da vida - que apresentam nós terminais e internos, ramos periféricos e interiores.
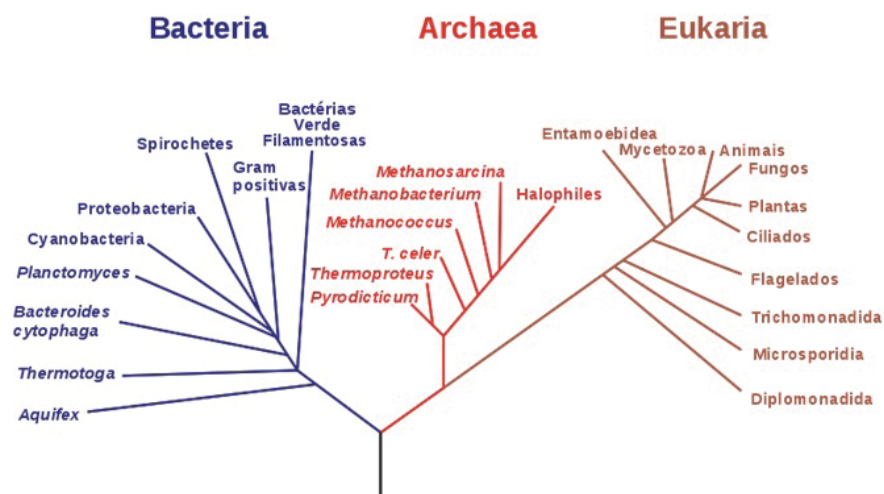
Figura 6.7- A árvore da vida.
(Fonte: http://pt.wikipedia.org).

Os nós representam grupos descritos e cujos caracteres são conhecidos a partir de observações; os nós internos representam ancestrais hipotéticos, cujos traços são inferidos. Ramos periféricos terminam em táxons descritos; ramos interiores conectam ancestrais hipotéticos (Stearns & Hoekstra, 2003).
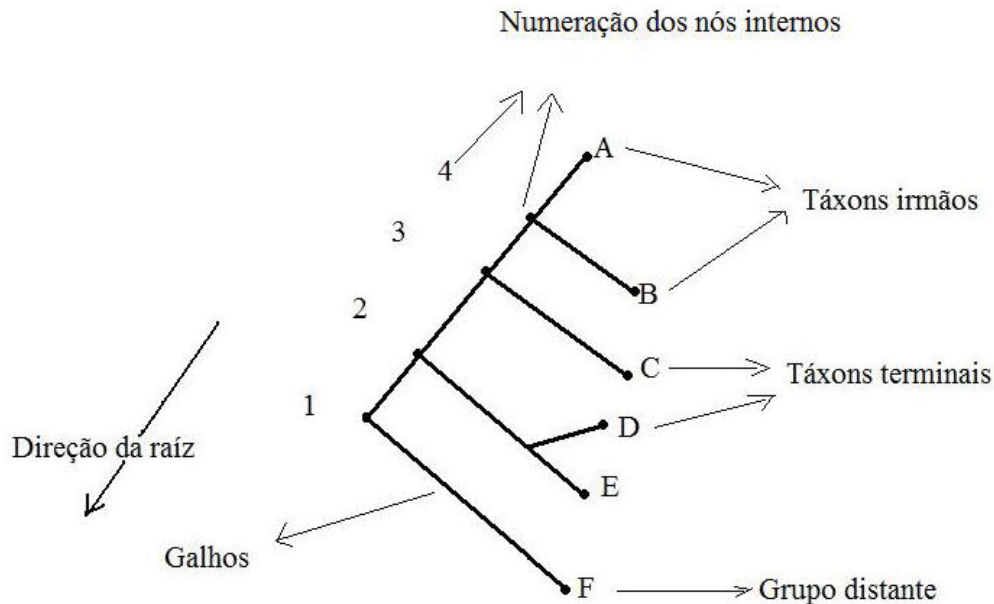
Figura 6.8- Estrutura de uma árvore evolutiva. "F" é o grupo-externo; os nós internos (1, 2, 3, 4) indicam a existência de ancestrais comuns; os táxons terminais (A, B, C, D, E, F) são as representações dos organismos (espécies) (Tosta, LF, modificado de Gregory, 2008).
(Fonte: http://evolucaodemetazoa.blogspot.com.br).

Visite o lindo *site* do *Museu de Historia Natural de Nova York*, para ver as relações entre os seres vivos:

http://www.amnh.org/exhibitions/hall_tour/spectrum/flash/

Nesse mesmo cenário surgiu a biogeografia cladística, iniciada por Donn Rosen (1929-1986), Norman Platnick e Gareth Nelson. Ela pode ser entendida como a integração entre tectônica de placas (iniciada por Wegener), vicariância (Croizat) e sistemática filogenética (Hennig). O objetivo principal da biogeografia cladística é a busca por padrões de distribuição congruentes (Gillung, 2011).

As diferentes abordagens biogeográficas ajudam a construir um painel de possibilidades dentro de cada cenário biogeográfico, que explicam a permanência e o desaparecimento de espécies dentro de sua área de distribuição.

CONCLUSÃO

A distribuição dos organismos nos diferentes ambientes da Terra conta a história dos eventos geológicos, ecológicos e evolutivos pelos quais a terra e organismos passaram em conjunto. Esses eventos, entendidos em seu contexto, explicam movimentos de especiação, dispersão, fluxo gênico e contatos entre flora e fauna ao longo do tempo geológico. Estendê-los é essencial para se aprender com esses eventos e aplicar suas lições em iniciativas de biologia da conservação.

RESUMO

Nesta aula vimos como a Biogeografia, ciência que estuda a distribuição dos organismos no espaço e no tempo, explica e tenta entender a história da diversidade biológica nos diferentes continentes. A compreensão dos processos que levam a essa distribuição tem papel importante nas estratégias de conservação de espécies em risco de extinção e na manutenção de ambientes em equilíbrio.

ATIVIDADES

1. Como a Biogeografia explica a distribuição da biodiversidade nos diferentes continentes?
2. Qual o objetivo da Biogeografia Terrestre?
3. Quantas e quais são as regiões biogeográficas da Terra?
4. Como a Biogeografia pode auxiliar na conservação das espécies?

REFERENCIAS

MacArthur, R.H. and Wilson, E.O. **The theory of island biogeography**. Editora Princeton Univ. Press. 1967.

Livros Didáticos:

1. Ridley, Mark. **Evolução.** 3ª edição, Porto Alegre: Artmed, 2006.
2. Stearns, Stephen C; Hoekstra, Rolf F. **Evolução:** uma introdução. São Paulo: Atheneu Editora, 2003.
Um livro agradável de ler e aprender evolução.
3. Futuyma, Douglas J. **Biologia Evolutiva.** 3ª Edição. Ribeirão Preto, FUNPEC, 2009.
Um bom livro, que pode ser lido com parcimônia na graduação, mas que traz um excelente conteúdo para se entender evolução.

Leituras indicadas:

MORRONE, Juan J.. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. **Rev. Bras. entomol.** [online]. http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0085-56262004000200001
Santos, C M D. Sobre a busca de padrões congruentes na biogeografia**. Revista da Biologia** (2011) Vol. Esp. Biogeografia: 6-11.

DaSilva, M B. Áreas de endemismo: as espécies vivem em qualquer lugar, onde podem ou onde historicamente evoluíram? Revista da Biologia (2011) Vol. Esp. Biogeografia: 12-17.

Recoder, R. **Biogeografia baseada em eventos:** uma introdução. Revista da Biologia (2011) Vol. Esp. Biogeografia: 18-25.